Arnaldoa 24 (1): 369 - 382, 2017
http://doi.org/10.22497/arnaldoa.241.24119

ISSN: 1815-8242 (edición impresa)
ISSN: 2413-3299 (edición online)

Diversidad fenotípica de la cianobacteria *Pseudophormidium tenue* (Oscillatoriales, Microcoleaceae), nuevo reporte para el Perú

Phenotypic diversity of the cyanobacterium *Pseudophormidium tenue* (Oscillatoriales, Microcoleaceae), new record for Peru

Haydee Montoya T., José Gómez C., Mauro Mariano A., Enoc Jara P., Egma Mayta H., Mario Benavente P.

Museo de Historia Natural, Departamento de Simbiosis Vegetal, UNMSM. Av. Arenales 1256. Apartado 14-0434. Lima 14, PERÚ.

Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas, Facultad de CC. Biológicas, UNMSM

haydmon@yahoo.com, jgomezc@unmsm.edu.pe, mmarianoa@unmsm.edu.pe

ejarap@gmail.com



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia CC BY-NC 4.0: https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/

Recibido: 20-I-2017; Aceptado: 15-III-2017; Publicado: VI-2017; Edición online: 05-VI-2017

Resumen

Los ecosistemas desérticos costeros tropicales están distribuidos ampliamente en el oeste de Sudamérica. No obstante las tierras áridas de esta región, la disponibilidad hídrica de la humedad proveniente de las neblinas a nivel del océano Pacífico acarreadas hacia las colinas (lomas) y las garúas anuales invernales fluctuantes favorecen el desarrollo de comunidades cianobacteriales extremas. El área de evaluación fue las Lomas de Pachacámac, al sur de Lima, y las colecciones cianobacteriales estándar (costras, *biofilms* o matas terrestres) fueron realizadas irregularmente en 1995 y 2012. Cultivos cianobacteriales en medios BBM y N8 produjeron el crecimiento poblacional de *Pseudophormidium tenue* Anagnostidis & Komárek con diversos morfotipos que colonizan los desiertos costeros. Esta especie, nuevo registro para nuestro país, fue parte de la estructura de los *biofilms* principalmente y fue reasignada a los taxones presentes según el enfoque polifásico establecido. La plasticidad fenotípica de *P. tenue* con la formación de morfotipos está relacionada con las estrategias de vida como las ramificaciones de sus talos con formación de estuche notorio bajo condiciones de estrés para una colonización exitosa.

Palabras clave: *biofilms*, cianobacteria, cultivos, morfotipos.

Abstract

Tropical coastal desert ecosystems are widely distributed in the west of South America. In spite of the arid lands, the water availability from the wet sea fog drifted from the Pacific Ocean to coastal hills (*lomas*) and the annual winter fluctuating drizzles favor the development of extreme cyanobacterial communities. The evaluated area was located in Pachacamac *lomas*, south of Lima, and the standard cyanobacterial collections (crusts, biofilms or terrestrial mats) were carried out irregularly in 1995 and 2012. Cyanobacterial cultures in BBM and N8 media generated the population growth of *Pseudophormidium tenue* Anagnostidis & Komárek with diverse morphotypes. This species, new record for our country, was part of the biofilm structure mainly and it was reassigned to the present taxa according to the polyphasic approach already established. Phenotypic plasticity of *P. tenue* with morphotypes formation is related to its life strategies such as its thalli ramifications with a notorious sheath formation under stress conditions for successful colonization.

Keywords: biofilms, cyanobacteria, culture, morphotypes.

Introducción

Las cianobacterias comprende a los procariontes fotosintéticos oxigénicos de distribución extensa y gran diversidad de formas morfoecológicas. Existen evidencias de que las cianobacterias constituyen los ancestros de eucariontes fotosintéticos basados en la evolución de los cloroplastos (eventos de endosimbiosis). Diferentes especies y cepas cianobacteriales con fenotipos diferentes han sido exploradas demostrando la base molecular relacionada con su ecofisiología y la convergencia de las morfologías complejas como transiciones evolutivas (Stanier & Cohen-Bazire 1977; Komárek 2006; Tomitani et al. 2006).

El florecimiento de comunidades cianobacteriales en los desiertos costeros

como biofilms colonizando una variedad de sustratos (suelo, roca, arena) que crecen en forma compacta y estructural (espacio-temporal). En su mayoría embebidos en una matriz de polisacáridos relacionados con los procesos de adhesión al sustrato, con textura laminar coloidal y estratos de filamentos entrelazados (agente de estabilización biogénico) resistentes a la desecación. El rol de las comunidades maduras (biofilms con arquitectura tridimensional compleja durante el periodo de colonización estructural) en la mantención de la superficie de suelos áridos generalmente tiene un ciclo regular de hidratación (humedad, lluvia) y deshidratación (sequía). La distribución y biomasa de las cianobacterias del suelo está relacionada principalmente con la disponibilidad del agua (Kirkwood et al. 2008; Hu et al. 2012).

La cianobacteria filamentosa *Microcoleus vaginatus*, presente en nuestras lomas costeras, tiene un rol en la mantención de la superficie de los suelos y su estuche colonial le proporciona protección durante las épocas de desecación (Montoya et al. 1998; Belnap & Lange 2001; Wynn-Williams 2000). Otras especies diazotróficas como *Nostoc commune* y *Nostoc flagelliforme* han demostrado que son resistentes a altos niveles de radiación ultravioleta y desecación en desiertos (Shirkey et al. 2003; Otero &Vincenzini 2004; Gao & Ye 2007). Investigaciones sobre la estructura y sucesión de los biofilms que soportan condiciones de estrés asi como las especies integrantes de biofilms de los géneros *Schizothrix, Chroococcidiopsis, Microcoleus, Nostoc, Plectonema* entre otras, han sido reportados por Wynn-Williams (2000) y Boyer et al.(2002). Las controversias en la taxonomía de las cianobacterias permitieron la reducción de especies del genero *Plectonema* y la reasignación de nuevos géneros para la ciencia como *Pseudophormidium* (Anagnostidis & Komárek, 1988, Komárek & Anagnostidis 2005). La evaluación de las poblaciones aisladas y cultivadas de *Pseudophormidium tenue* evidenció su potencial en la formación de morfotipos en los biofilms desérticos costeros.

Material y métodos

Las lomas de Pachacámac están situadas en el departamento de Lima a 43 km al sur de la ciudad de Lima, entre las coordenadas de 12°13′ de latitud sur y 76°51′ de longitud oeste en el valle Lurín. El paisaje desértico del área de estudio es extremo, con tierras áridas calcáreo-arenosas, rodeada de cerros y colinas correspondientes a las estribaciones occidentales de los Andes Centrales.

El reconocimiento de los diversos hábitats en el desierto y colección de las comunidades cianobacteriales saxícolas y edáficas fueron realizadas por remoción directa del substrato en 1995 y 2010. Las muestras fueron llevadas frescas con su propio sustrato directamente al laboratorio para su inoculación en medios de cultivo y observación microscópica de sus talos cianobacteriales. Las submuestras fueron fijadas y preservadas en formalina al 5%.

Aislamiento y cultivos cianobacteriales

El aislamiento cianobacterial se realizó mediante la técnica de cultivos cianobacteriales. El medio de cultivo seleccionado favoreció el crecimiento de las especies manteniendo sus formas de crecimiento para poder aislarlas. La inoculación y cultivos estacionarios se realizó en medios de cultivo previamente seleccionados BBM: Medio Basal Bold y N8: Instituto del Carbón Biológico de Dormund, Alemania. El aislamiento de la especie fue realizada con la finalidad

de establecer cultivos unicianobacteriales (clonales) mediante la técnica de aislamiento por plaqueo que requiere que los medios de cultivo seleccionados sean agarizado (1.5%) y autoclavados a 121°C y 15 libras por 15 minutos. El periodo de transferencia de los subcultivos en medio líquido fue realizado en base a su crecimiento y formas de vida obtenidos (Guillard 1975).

Los datos morfométricos de la especie cianobacterial aislada fueron obtenidos bajo magnificaciones de 400x y 1000x usando un microscopio compuesto Nikon con una cámara incorporada para microfotografías. La identificación de las especies fue realizada mediante consulta bibliográfica especializada (Geitler 1932; Anagnostidis & Komárek 1988; Komárek & Anagnostidis 2005; Komárek & Hauer 2015).

Resultados

Comunidades cianobacteriales

Las comunidades cianobacteriales que forman biofilms, biodermas o costras heterogéneas y complejas sobre sustrato rocoso y suelo se presentaron fuertemente adheridas y resistentes a las disturbancias causadas por la sequía y fuerza del viento en las lomas. La colonización cianobacterial florece formando biofilms de contorno ondulado, textura gelatinosa o coriácea, de diversas tonalidades parduzcas como pardo amarillento, pardo verdoso ó pardo negruzco. Los biofilms formados por capas o estratos de filamentos cianobacteriales de diferente espesor, generalmente alcanzaron hasta 5 mm de espesor. *Pseudophormidium tenue* forma estratos coriáceos o gelatinosos, pardo dorados coexistiendo con *Pleurocapsa entophysaloides*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc commune*, *Scytonema* spp. y *Leptolyngbya* sp.

Posicion taxonómica de la cianobacteria *Pseudophormidium tenue*

Pseudophormidium tenue Cyanoprokaryota (Cyanophyta/Cyanobacteria filamentosa) tiene la siguiente posición taxonómica (Komárek et al. 2014):

Clase: Cyanophyceae

Subclase: Oscillatoriophycidae

Orden: Oscillatoriales

Familia: Microcoleaceae

Género: *Pseudophormidium* (Forti) Anagnostidis et Komárek

Especie: *Pseudophormidium tenue* Anagnostidis & Komárek

Caracterización de los morfotipos de *Pseudophormidium tenue*

Pseudophormidium con la especie *P. tenue* constituye el primer reporte para nuestra flora cianobacterial peruana como integrante de los biofilms desérticos costeros. La evaluación fenotípica, con la caracterización de los biofilms de *P. tenue* mediante sus morfotipos con formas transicionales fenotípicas, evidenció variaciones intraespecíficas en ambos medios de cultivos. Aplicando la revisión del sistema taxónomico de las Oscillatoriales que considera la morfología, distribución de los tilacoides y el tipo de división celular se asignaron las categorías taxonómicas a la especie *Pseudophormidium tenue* (Komárek & Anagnostidis 2005; Komárek et al. 2014).

Los talos formados por filamentos aislados o entrelazados formando agregados densos, erguidos o expandidos y ondulados llegaron a constituir masas o penachos azul verdes o verde oscuros (Figs. 1 - 2). Los filamentos jóvenes uniseriados,

en su mayoría elongados, con incremento gradual del diámetro debido a las divisiones celulares frecuentes y células vegetativas hinchadas que constituyen puntos o áreas de proliferación en diferentes planos. De esta forma, las células de los tricomas se dividen y ejercen presión en los estuches (aspecto de nudillos) originando ramas falsas obligatorias frecuentes, unilaterales rectas u onduladas, en pares, largas o cortas. Los filamentos adultos uniseriados llegan a incrementar su diámetro por el crecimiento rápido reconociéndose la formación de otros filamentos pequeños paralelos o curvados que emergerán como ramas. Las ramificaciones onduladas y profusas que llegan a formar ramas primarias y secundarias emergen al romperse o disolverse la vaina o estuche y fueron evidentes principalmente en el medio de cultivo N8 (Figs. 3-8).

Los filamentos de contorno ondulado levemente atenuados hacia sus extremos alcanzan un diámetro entre 3.7 a 6.4 um. Ramas jóvenes de 3.7 a 4.3um de diámetro. Estuche o vaina delgada a gruesa, firme, estratificada en forma paralela, el espesor de vaina incolora alcanza hasta 1.1 um. Algunos filamentos tienen la capa externa de la vaina mucilaginosa incolora, de contorno ondulado. Los tricomas uniseriados llegan a alcanzar entre 9.6 y 18 um de diámetro en las zonas de los filamentos donde proliferan ramas falsas uniseriadas. Células vegetativas cilíndricas, esféricas o en forma de barril, isodiamétricas, constrictas a nivel de los septa o no. Diámetro celular de 2.7 a 5.3 um y longitud celular de 1 a 6 um. Protoplasto celular uniforme o granular homogéneo o con notorias granulaciones. Célula apical convexa.

Los filamentos de *P. tenue* alcanzaron un mayor diámetro donde es frecuente la dilatación del estuche para originar nuevos talos con la previa formación inicial de hormogonios y ramas falsas. Los filamentos elongados tienen el potencial para originar nuevos individuos con la formación de hormogonios, algunos de los cuales se presentan en forma consecutivos. La liberación de hormogonios se presenta a nivel del talo filamentoso y en el extremo distal de las ramas. La fragmentación de los tricomas relacionados con los hormogonios es frecuente, los cuales están inicialmente rodeados de la vaina delgada y hialina que llega a estratificarse en los cultivos viejos de ambos medios de cultivos.

La morfoespecie *Pseudophormidium tenue* no llegó a desarrollar heterocistos en los medios de cultivos empleados (BBM, N8) los cuales carecieron de los nutrientes nitrogenados para inducir su formación. Esta respuesta de la especie corroboró su posición taxonómica.

Habitat: Especie formando biofilms cianobacteriales saxícolas aerofíticas en suelos desérticos de las Lomas de Pachacámac.

Discusión y conclusiones

La clasificación taxonómica es utilizada para evaluar la diversidad biológica y los criterios para la clasificación cianobacterial han variado desde sus inicios constituyendo un sistema jerárquico que refleja las relaciones evolutivas (filogenéticas).

La variabiliad fenotípica de *Pseudo-phormidium tenue* fue reconocida por la complejidad morfológica de sus talos filamentosos luego de la división y diferenciación celular formando ramificaciones y hormogonios diversi-

ficándose funcionalmente. Las poblaciones naturales de *Pseudophormidium tenue* y los morfotipos cianobacteriales que desarrollan en cultivos han sido evaluados mediante las descripciones morfológicas debido a la plasticidad que pueden experimentar con el surgimiento de formas atípicas o inusuales por factores estresantes. La plasticidad fenotípica del talo ramificado en *P. tenue* asi como la presencia del estuche facilita su desarrollo que le permite la adhesión al sustrato facilitando su vida sedentaria. Los talos cianobacteriales con densa vaina gelatinosa y proporciones reducidas de superficie/volumen están bien adaptados a resistir desecación. En veranos extremadamente secos (desierto costero) los biofilms secos se quiebran al ser cubiertas de sales y se vuelven irreconocibles. En estas condiciones, sus velocidades metabólicas son muy bajas pero cuando son remojadas por garuas o filtración hídrica, la actividad del talo puede incrementarse en pocas horas (Fogg et al. 1988). La plasticidad del talo puede ser una respuesta fenotípica gradual conforme desarrolla el individuo o un cambio reversible rápido en los talos adultos. El rol de la plasticidad en la evolución adaptativa de las especies está relacionada con la divergencia evolutiva (fuerzas ambientales y genómicas). Los análisis de genotipos de diferentes biotopos producen una mayor diversidad morfológica para la identificación fenotípica. Estas variaciones fenotípicas y la flexibilidad metabólica en especies de cianobacterias y microalgas están bien documentadas, particularmente en asociación con gradientes físicas. Las condiciones del hábitat pueden favorecer una convergencia de actividades metabólicas similares y reacciones bioquímicas en diferentes morfotipos (Fogg 1988; García - Pichel et al. 2001; Taton et al. 2003).

P. tenue es similar a la especie descrita por Komárek & Anagnostidis (2005). Sin embargo, los filamentos adultos en cultivo desarrollan mejor alcanzando hasta 18 um de diámetro con la formación de forman ramas falsas consecutivas. Además, la restriccón de fuentes nitrogenadas en los cultivos creó condiciones estresantes para inducir la diferenciación de heterocistos que no llegaron a desarrollar. La morfología de las diferentes poblaciones cianobacteriales algunas veces puede variar después de la transferencia a los cultivos y los cambios morfológicos inducidos evidencia su potencial y diversidad genética. Las modificaciones morfológicas y ecofisiológicas en los cultivos podría indicar la selección morfotipos que corresponden a genotipos particulares. Las especializaciones ecológicas de varios morfotipos y ecotipos cianobacteriales se relacionan con la flexibilidad de los genomas cianobacteriales a un rango de condiciones ambientales que avalan su distribución extensa en lomas costeras.

El género *Plectonema* ha sido reportado para los desiertos cálidos por varios autores según Wynn-Williams (2000). Komárek & Anagnostidis (2005) registraron para el género *Plectonema* Thuret ex Gomont, tricomas entre 8 y 25 (72) um de diámetro, células discoidales, cortas (2-6 um) con estuche firme delgado o grueso, hasta 4 um de espesor y con ramificaciones tipos scytonematoides (geminadas) y tolypotrichoides (unilateral). El carácter ramificación falsa les permitió colocar a *Plectonema* a nivel de familia en las Scytonemataceae. Ellos sólo consideraron 3 especies siendo la especie tipo es *P. tomasianum* Gom. ex Gom. En las Oscillatoriales la distinción entre los géneros *Lyngbya* y *Plectonema* se basa en el carácter

intergenérico de ramificación falsa (Gomont 1892; Fremy 1934). Sin embargo, de acuerdo a la clasificación de los cianoprocariotas empleando el enfoque polifásico *Plectonema* pertenece a las Oscillatoriaceae (Komárek et al. 2014).

De las numerosas especies de *Plectonema* consideradas por Geitler (1932) varias han sido transferidas a otros géneros. De esta forma, las especies delgadas de *Plectonema*, con células largas y ramas falsas raras fueron transferidas a los géneros *Leptolyngbya, Pseudophormidium* y *Pseudoscytonema*. El género *Pseudophormidium* (Forti) Anagnostidis et Komárek, con la especie tipo *P. phormidioides* y con 12 especies reconocidas, fue originalmente registrado perteneciente a una sección de *Plectonema*. Posteriormente, las especies de *Plectonema* sin células discoidales típicas y ramificaciones falsas comunes fueron transferidas al género *Pseudophormidium* según Anagnostidis & Komárek (1988).

Las dimensiones de nuestra especie están relacionadas con las citadas para *Pseudophormidium tenue* (Thuret ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, con células vegetativas entre (4)-5-10 (16.6) um de diámetro quedando la especie *Plectonema tenue* Thuret ex Gomont como basiónimo. Los reportes para la especie *Plectonema tenue* señalan dimensiones celulares entre (5) 6 -10 um de diámetro y de 2 - 6 um de longitud (Geitler 1932).

La familia Phormidiaceae del orden Oscillatoriales incluye filamentos uniseriados entre 1.5 y 14 um de diámetro, con estuche facultativo y ramificación falsa rara o carente. La ultraestructura de los tricomas también demostró la distribución radial de los tilacoides en las Phormidiaceae. Entre los géneros que pertenecen a esta familia tenemos a *Phormidium, Pseudophormidium, Planktothrix, Porphyrosiphon, Symploca, Microcoleus* entre otros (Anagnostidis & Komárek 1988). Sin embargo, la evaluación fenotípica, ultraestructural (distribución parietal de tilacoides) y molecular permitió la creación de un nuevo género cianobacterial como *Phormidesmis* (Pseudanabaenaceae) a partir del complejo de especies de *Phormidium* (Komárek et al. 2009).

Komárek & Anagnostidis (2005) establecieron diferencias entre *Pseudophormidium* y *Phormidium* con la presencia de ramificaciones falsas comunes obligatorias en *Pseudophormidium*. El género *Phormidium,* con tricomas cilíndricos, sin ramas falsas, ligeramentre constrictos o no, de estuche facultativo, sin aerotopos, de (1.8) 2.5 – 11 (15) um de diámetro y célula apical variable, aguda o redondeada, con o sin caliptra, es avalado por investigaciones ultraestructurales, moleculares y fenotípicas.

En la revisión del orden Oscillatoriales, Anagnostidis & Komárek (1988) crearon el género *Leptolyngbya* (Pseudanabaenaceae) que aun tiene un estado taxonómico problemático por su heterogeneidad y naturaleza polifilética. En cultivos de *Pseudophormidium tenue* los filamentos jóvenes (2 meses) simples fueron similares a los géneros *Leptolyngbya* ó *Lyngbya*. En las Pseudanabaenaceae, la distribución parietal de los tilacoides es un carácter estable al igual que en las Leptolyngbyaceae pertenecientes a las Synechococcales (Komárek et al. 2014). Sin embargo, en algunas especies de *Plectonema* la presencia de los tilacoides distribuidos en forma paralela en capas (2-3) permitieron su transferencia al género

Leptolyngbya.. Katz et al. (1979) hallaron en *Plectonema boryanum* de 2 a 3 tilacoides y posteriormente la especie fue transferida a *Leptolyngbya boryana*. La re-evaluación morfológica, ultraestructural y los análisis filogenéticos avalaron la heterogeneidad del género *Leptolyngbya* que permitió la separación taxonómica del genero *Nodosilinea* (Pseudanabaenaceae) según Perkerson et al. (2011) y Stoyanov et al. (2014).

Las investigaciones sobre la clasificación taxonómica de las cianoprocariotes con enfoque polifásico han sido re-estructurados y creado familias nuevas. Las Microcolaceae, familia de las Oscillatoriales con distribución radial de los tilacoides incluye a *Pseudophormidium*. Muy pocas especies de este género se han evaluado en forma molecular por lo cual no existe datos genéticos para la especie tipo. Posiblemente varios representantes requieran asignarse a las Pseudanabaenaceae (ausencia de estuche y filamentos regulares) o a las Leptolyngbyaceae (filamentos simples con estuche). (Casamatta et al. 2005; Komárek et al. 2014).

Leptolyngbya es reconocida como un grupo heterogéneo de especies de filamentos finos o delgados (0.5 a 3.5 um de diámetro) con diversas morfoespecies. Los tricomas cilíndricos isopolares de *Leptolyngbya* son generalmente no atenuados en los extremos, de células más bien isodiamétricas o cilíndricas largas (2-3 veces más largas que anchas), más o menos constrictas con tilacoides parietales (2-7), estuche fino, hialino facultativo y célula apical sin caliptra. Albertano & Kovacik (1994) evaluaron la heterogeneidad del genero *Leptolyngbya*, y de las 65 descripciones (considerando la presencia de estuche, ramificación falsa, forma celular y constriciones celulares) demostraron que 16 cepas que exhibieron ramificaciones falsas pertenecieron a diferentes especies de *Plectonema*. Otros géneros Oscillatoriales como *Lyngbya, Plectonema, Phormidium* y *Leptolyngbya* que tienen posición filogenética problemática requieren una re-evaluación según Stoyanov et al. (2014).

En las Oscillatoriales, los procariontes filamentosos problemáticos como el grupo LPP-B fueron descritos por Rippka et al. (1979). Este grupo incluyó a *Lyngbya, Phormidium* y *Plectonema* con filamentos hasta 3 um de diámetro. *Leptolyngbya* siendo más bien de tricomas delgados (0.5-3.5 um de diámetro) comprende varias especies de los géneros tradicionales *Lyngbya, Phormidium* y *Plectonema*. Debido a que *Leptolyngbya* (LPP- grupo B) presenta ramificación falsa facultativa, este carácter fue asignado con valor específico o subespecífico (Stam 1978). La clasificación intragenérica es difícil por la posición filogenética controversial entre otras especies cianobacteriales del grupo LPP. Las pruebas moleculares de este género (*Leptolyngbya*) demostraron su separación de los géneros polifiléticos *Phormidium* y *Lyngbya*. (Taton et al.2003).

En el futuro los estudios taxonómicos cianobacteriales posiblemente requieran nuevos criterios de evaluación con la combinación de caracteres moleculares y morfológicos para la identificación correcta. En la mayoría de casos, los agrupamientos (clusters) basados en secuencias génicas (16S rRNA) corresponden a géneros tradicionales morfológicamente caracterizados (Palinska et al. 1996; Komárek 2006).

Los patrones de variación fenotípica en las poblaciones cianobacteriales terrestres son generados en parte mediante las respuestas plásticas que pueden moldear sus morfotipos. La plasticidad fenotípica de *P. tenue* responde a las diferentes demandas ecológicas, su aclimatación, adaptación y estrategias evolutivas (selección) por ser un taxa especializado (ecotipo) en hábitats extremos. La variabilidad fenotípica de *P. tenue* evidenció la plasticidad (grados) de su desarrollo que favorece su reproducción y sobrevivencia con colonizaciones extensivas de sus comunidades cianobacteriales vitales en el funcionamiento y sucesión de los desiertos cálidos costeros.

Literatura Citada

Anagnostidis, K. & Komárek, J. 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3.Oscillatoriales. Archiv Hydrobiologie Supplement 80. Stuttgart, 1 - 4:327-472.

Albertano P. & Kovacik, L. 1994. Is the genus Leptolyngbya (Cyanophyte) a homogeneous taxón? Algological Studies. 75:37-51.

Belnap, J. & Lange, O. 2001. Biological soil crusts: structure,function, management. Springer. Berlin. 503 p.

Boyer, S., Johansen, J., Flechtner,V. & Howard G. 2002. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (Cyanophyceae) species based on sequence analysis of the 16S rRNA gene and associated 16S- 23S ITS region. J. Phycol. 38:1222-1235.

Casamatta, D., Johansen, J., Vis, M. & Broadwater, S. 2005. Molecular and morphological characterization of ten polar and near-polar strains within the Oscillatoriales (Cyanobacteria). J. Phycol. 41:421-438.

Fogg, G. E. 1988. The flexibility and variety of algal metabolism. In Biochemistry of the Algae and Cyanobacteria. L.J. Rogers & J.R. Gallon (eds.). 3-12p. Clarendon Press-Oxford. England.

Fremy, P. 1934. Les Cyanophycées des Cotes d'Europe. Mem. Soc. nat. Sci. Nat. Mat. Cherbourg. 41:1- 236p.

Gao, K. &Ye, C. 2007. Photosynthetic insensitivity of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* to solar UV radiation while rehydrated or desiccated. J. Phycol. 43:628-635.

Garcia-Pichel, F., Lopez-Cortés A. & Nubel, U. 2001. Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado Plateau. Appl. Environ. Microbiol. 67(4):1902-1910.

Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. In L. Rabenhorst Kryptogamen Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweis, Akad. Verlagsgesellshaft. m.b.H. Leipzig. Vol.14. 1196p

Gomont, M. 1892. Monographie des Oscillariées (Nostocacées homocystées). Ann. Sci. nat. Bot., Ser.7, 15:263-368. 16:91-264.

Guillard, R. 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In Culture Marine Invertebrate Animals. W.L. Smith & M.H. Chanley (eds.). 29 - 60p. Plenum Press. New York.

Hu, C., Gao, K. & Whitton, B. 2012. Semi-arid regions and deserts. In |Whitton, B. (ed.). Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time. Springer Science. 3451-369 p.

Katz, L., Mineeva L., Semenova, L. & Gusev, M. 1979. Electron microscopic study of thylakoid structure in cyanobacteria. Microbiologija 48:457-460.

Kirkwood, A., Buchheim, J., Buchheim, M., Henley, W. 2008. Cyanobacterial diversity and halotolerance in a variable hypersaline environment. Microb. Ecol. 55:453-465.

Komárek, J. 2006. Cyanobacterial Taxonomy: Currents problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches. Algae. Vol. 21(4): 349-375.

Komárek, J. & Anagnostidis, K. 2005. Cyanoprokaryota.2. Oscillatoriales. In Budel, B., Gartner, G., Krienitz, L. & Shagerl, M. eds.,

SuBwasserfloora von Mitteleuropa. Band 19/2. Spectrum, Academischer Verlag. Elsevier GmbH. Munchen. 759p.

Komárek, J., Kastovsky, J., Ventura S., Turicchia S. & Smarda, J. 2009. The cyanobacterial genus *Phormidesmis*. Algological Studies 129:41-59.

Komárek, J. & Hauer,T. 2011. CyanoDB.cz - On-line database of cyanobacterial genera. - Word-wide electronic publication , University of South Bohemia & Institute of Botany. ASCR. http://www.cyanodb.cz.

Komárek, J., Kastovsky, J., Mares, J., & Johansen, J. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. Preslia 86:295-335.

Montoya, H.T., Gómez, J., Medina D. & Vera G. 1998. Cultivo de cianobacterias de costras algal-liquénicas de las lomas de Pachacamac, Lima. Biotempo. 3:7-16. Lima.

Otero, A. & Vincenzini, M. 2004. *Nostoc* (Cyanophyceae) goes nude: extracellular polysaccharides serve as asink for reducing power under unbalanced C/N metabolism. J. Phycol. 40:74-81.

Palinska, K., Liesack, W., Rhiel, E. & Krumbein, W.E. 1996. Phenotype variability of identical genotypes : the need for a combined approach in cyanobacterial taxonomy demonstrated on *Merismopedia*-like isolates. Arch. Microbiol. 166:224-233.

Perkerson, R., Johansen, J., Kovacik, L., Brand, J. Kastovsky, J. & Casamatta, D. 2011. A unique pseudanabaenalean (cyanobacteria) genus *Nodosilinea* gen. nov. based on morphological and molecular data. J.Phycol. 47(6):1397-1412.

Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J., Herdman, M. & Stanier, R. 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure culture of cyano-bacteria. J. Gen. Microbiol. 111:1-61

Shirkey, B., McMaster, N., Smith S., Wright D., Rodriguez, H., Jaruga, P., Birincioglu, M., Helm R, & Potts, M. 2003. Genomic DNA of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) becomes covalently modified during long-term (decades) desiccation but is protected from oxidative damage and degradation. Nucleic Acids Res. 31(12):2995-3005.

Stam, W. 1978. A taxonomic study of a number of blue green algal strains (Cyanophyceae) based on morphology, growth and deoxyribonucleic acid homologies. Rijksunversiteit, Groningen. 116 p.

Stanier, R. & Cohen-Bazire, G. 1977. Phototrophic prokaryotes: The Cyanobacteria. Annual Review of Microbiology 31:225-274.

Stoyanov, P., Moten, D., Mladenov, R., Dzhambazov, B. & Teneva, I. 2014. Phylogenetic relationships of some filamentous cyanoprokaryotic species. Evolutionary Bioinformatics 10:39-49.

Taton, A., Grubisic, S., Brambilla, E., De Wit, R. & Wilmotte, A. 2003. Cyanobacterial diversity in natural and artificial microbial mats of Lake Fryxell (Mc Murdo dry valleys, Antarctica): a morphological and molecular approach. Appl. Env. Microbiol. 69:5157-5169.

Tomitani, A., Knoll, A., Cavanaugh, C. & Ohno,T. 2006. The evolutionary diversification of cyanobacteria: molecular-phylogenetic and paleontological perspectives. PNAS.103 (14):5442-5447.

Wynn-Williams, D.D. 2000. Cyanobacteria in Deserts – Life at the limit? In |Whitton, B. & Potts, M. (eds.). The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 341-366p.

ANEXO

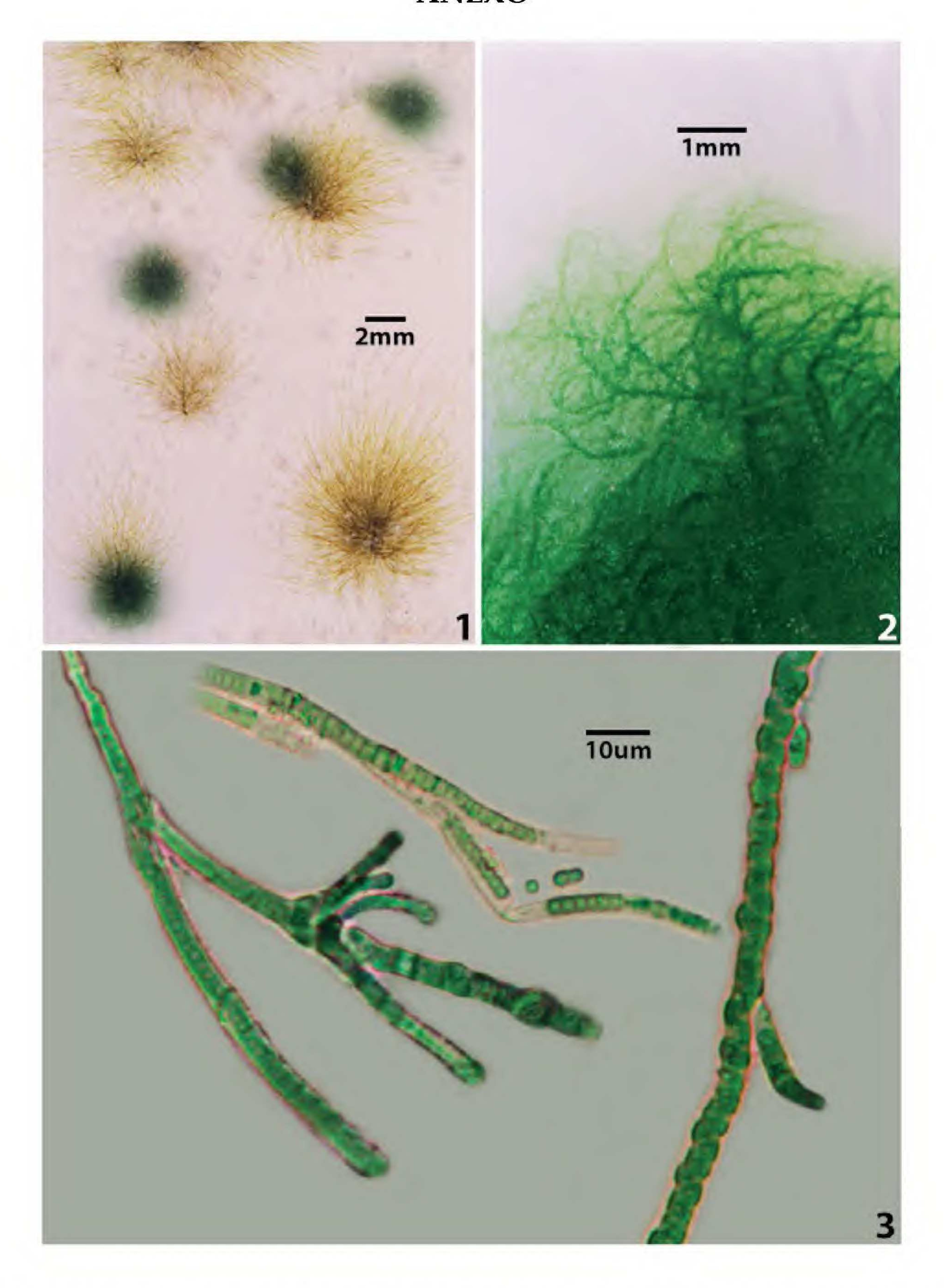


Fig. 1. Colonias filamentosas de cianobacterias en medio de cultivo BBM agarizado de año. Filamentos azul verdes de *Pseudophormidium tenue* asociados con filamentos parduzcos de *Scytonema* spp. **Fig. 2.** Vista próxima de borde de colonia de *P. tenue* con filamentos expandidos y entrelazados en cultivo agarizado de dos meses. **Fig. 3.** Morfotipos de filamentos con hormogonios y ramificaciones falsas unilaterales o en pares consecutivas en cultivos de 1.5 año.

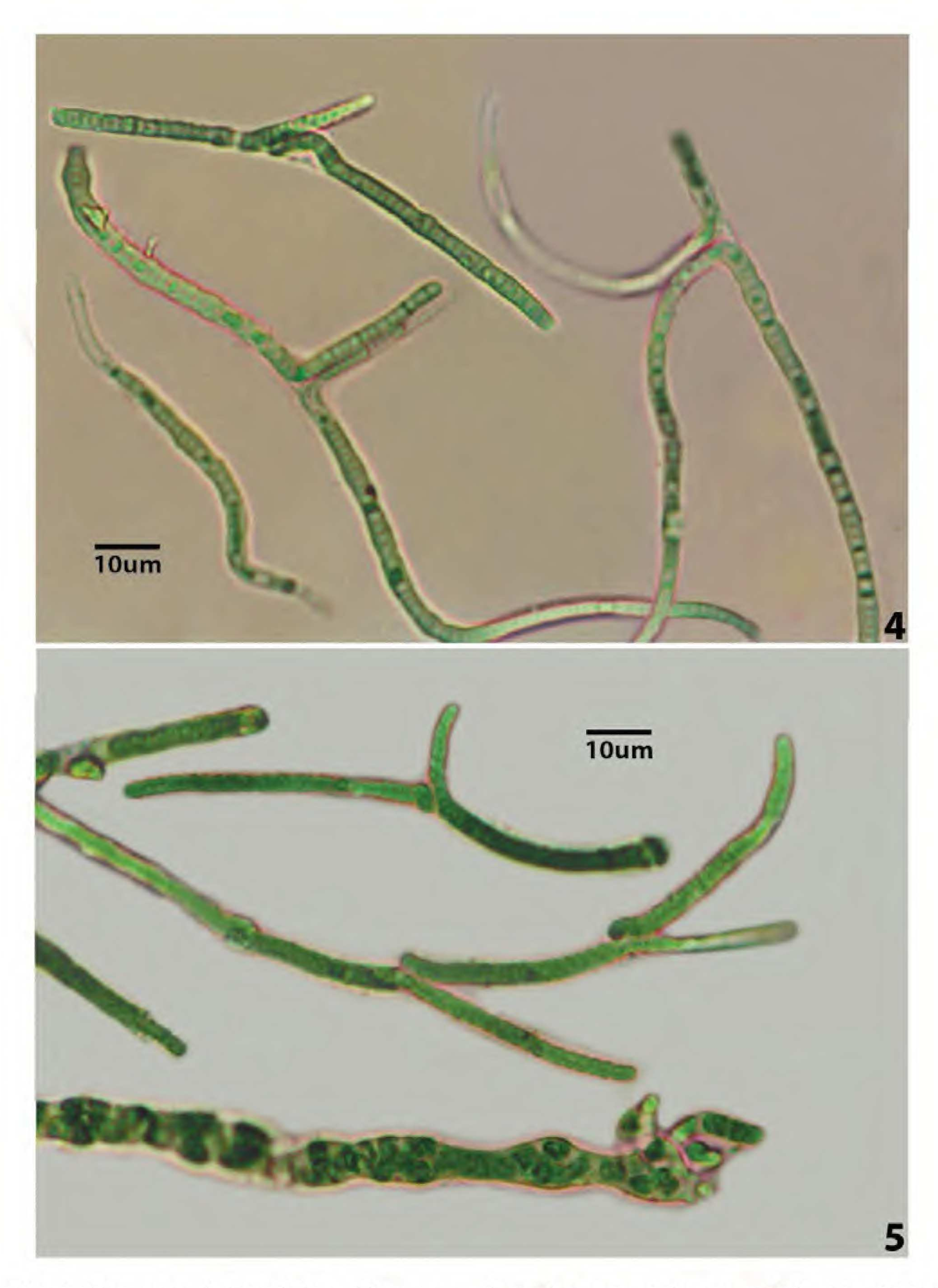


Fig. 4. Filamentos de *Pseudophormidium tenue,* elongados uniseriados con células discoidales y cilíndricas, ramificaciones falsas en pares y unilaterales en medio BBM líquido de 3 meses. **Fig. 5.** Filamentos jóvenes con ramas falsas alternas unilaterales y consecutivas de medio N8 de 1.5 años. En la parte inferior, filamento adulto engrosado por las divisiones celulares que originan ramas consecutivas.



Fig. 6. Talos filamentosos adultos de *Pseudophormidium tenue* en medio N8 líquido de un 1 año, con diversas formas transicionales de desarrollo de ramas falsas y hormogonios (parte inferior izquierda).

Fig.7. Ramas falsas consecutivas que a su vez se vuelven a ramificar.

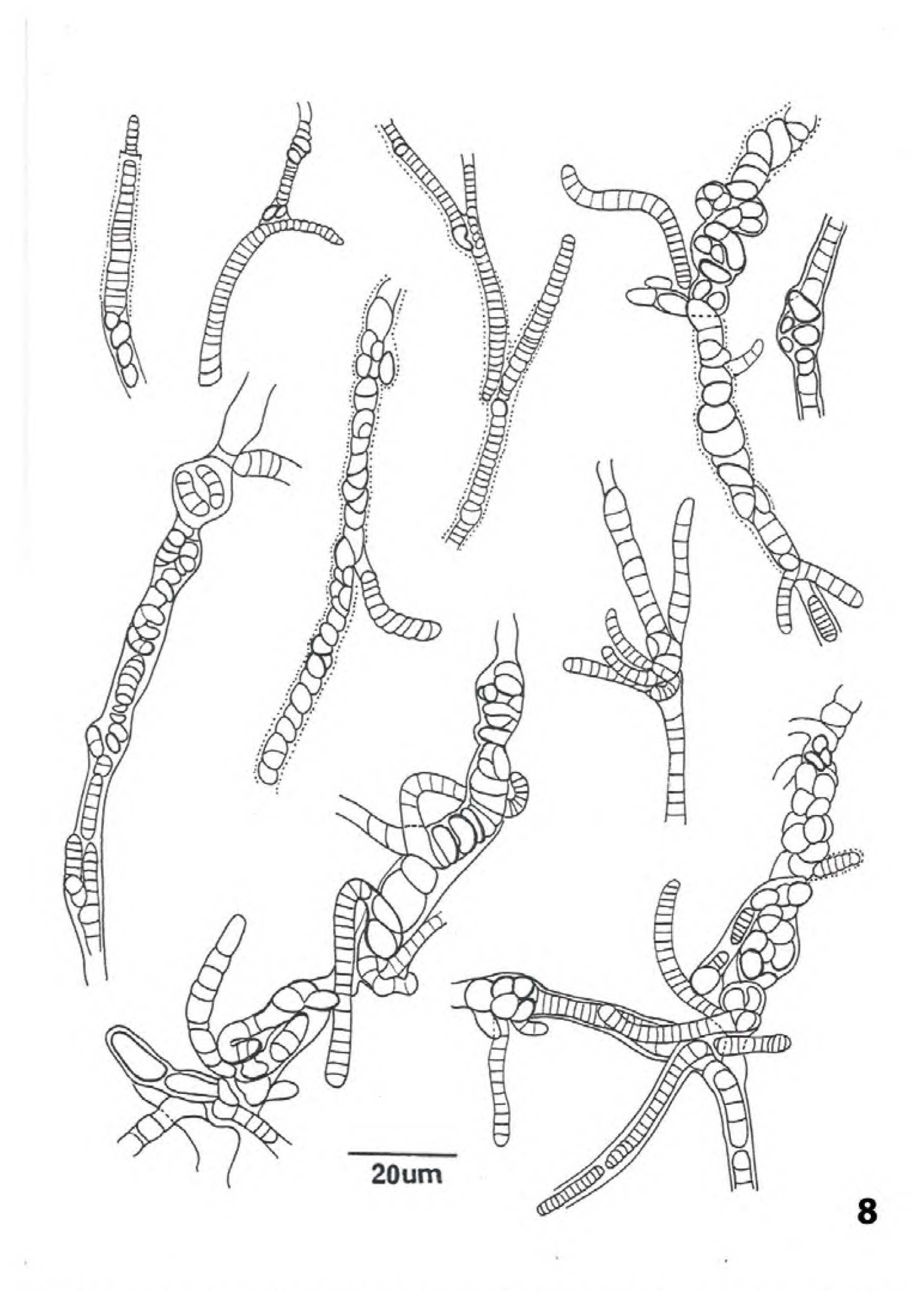


Fig. 8. Diversidad de morfotipos de *Pseudophormidium tenue* con formas transicionales de los talos filamentosos jóvenes y adultos, organización en diferentes planos y proliferación de ramificaciones falsas y hormogonios.